Vestnik zoologii, **36**(5): 55–60, 2002

УДК 594.382

ОСОБЕННОСТИ СКРЕЩИВАНИЯ И РЕПРОДУКЦИИ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ *XEROPICTA DERBENTINA* (PULMONATA, HYGROMIIDAE) НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА

С. С. Крамаренко

Николаевская областная СЭС, ул. Лазурная, 1, Николаев, 54058 Украина

Получено 19 июля 1999

Особенности скрещивания и репродукции наземных моллюсков *Xeropicta derbentina* (Pulmonata, Hygromiidae) на северной границе ареала. Крамаренко С. С. — В отношении фенотипа раковины (наличие/отсутствие темных лент) моллюски выбирают полового партнера случайным образом, тогда как в отношении размеров раковины имеет место положительная ассортативность выбора. Количество яиц в одной кладке колеблется от 6 до 111 (средний показатель — 41,1 ± ± 3,9), а диаметр яиц изученных кладок — 1,45–1,78 мм (средний — 1,61 ± 0,02); эти показатели не зависят от фенотипа и размеров раковины самки.

Ключевые слова: наземные моллюски, *Xeropicta derbentina*, скрещивание, плодовитость, южная часть Украины.

The Peculiarities of Crossing and Reproduction of the Land Snail *Xeropicta derbentina* (Pulmonata, Hygromiidae) at Northern Boundary of its Range. Kramarenko S. S. — Mate choice of the land snail is found to be is accidental in regard to the shell banding pattern, while in regard to the shell size the choice is assortative. The fecundity of the *X. derbentina* varied from 6 to 111 eggs per clutch with average value — 41.1 ± 3.9, and the egg diameter — 1.45–1.78 mm (the general mean is 1.61 ± 0.02); it is suggested that neither the fecundity nor the egg size depend on the shell banding pattern or the shell size.

Key words: land snail, *Xeropicta derbentina*, crossing, fecundity, Southern Ukraine.

Введение

Наземные моллюски *Xeropicta derbentina* (Krynicki, 1836) населяют крайне ксерофильные биотопы и распространены в Крыму, на Кавказском перешейке и в Малой Азии (Шилейко, 1978). Однако недавно популяции данного вида были обнаружены и в Северно-Западном Причерноморье (Крамаренко, Сверлова, 2001). Здесь, так же как и в Крыму, ксеропикты образуют плотные скопления на любых травянистых участках, активно не используемых человеком (газонах, кладбищах, пустырях и т. п.). Однако, несмотря на повсеместное распространение, сведений о биологии данного вида имеется очень мало.

Согласно данным В. Попова и Л. Драгомощенко (Popov, Dragomoschenko, 1997), *X. derbentina* — типично семелопарический вид с однолетним жизненным циклом; вылупившись из яиц, улитки растут в течение весны–лета и к августу достигают половой зрелости. В сентябре–ноябре (в зависимости от условий влажности) происходит копуляция, а отложенные улитками яйца зимуют в грунте. До следующей весны доживает лишь 7–11% особей, которые к июню все погибают.

Важными популяционными показателями, отражающими уровень приспособляемости интродуцированных видов к новым условиям среды, являются репродуктивные, и для наземных моллюсков это — среднее значение и уровень вариабельности величины кладки, а также внутри- и межкладковая изменчивость по размерам яиц.

Для видов с неперекрывающимися поколениями генетическая структура новой генерации полностью обусловливается особенностями скрещивания (наличие/отсутствие связи между репродуктивными параметрами и фенотипом раковины и/или ее размерами) среди материнских особей. При этом ассортативность может приводить к усложнению генетической структуры популяции и оказывается важным фактором поддержания полиморфизма (Яблоков, 1987), хотя в отличие от инбридинга при ассортативном скрещивании происходят изменения только частот фенотипов, но не частот самих генов (Ли, 1978).

Основной целью данной работы является изучение особенностей скрещивания (наличие какой-либо селективности в выборе полового партнера) моллюсков *X. derbentina* из одной локальной популяции, расположенной в г. Николаеве — на северной границе видового ареала, а также сравнение репродуктивных показателей в зависимости от фенотипа раковины и ее размеров.

Материал и методы

100 пар копулирующих особей *X. derbentina* было собрано на поросшей однолетней травянистой растительностью опушке парка «Дубки» близ завода «Зоря» (г. Николаев) во второй половине дня 19 сентября 1998 г.; при этом собирали только те пары, для которых имела место интромиссия. Кроме того, было отловлено 200 половозрелых особей для последующего изучения их репродуктивных показателей в лабораторных условиях. Признаком, указывающим на половую зрелость особей данного вида, является развитие валика губы на внутренней стороне края устья и темно-фиолетовая окраска его наружной поверхности.

Для всех копулирующих улиток определяли величину большого диаметра (БД) раковины (с точностью до 0,1 мм) по методике А. А. Шилейко (1978). Также учитывались особенности фенотипа на основе наличия/отсутствия спиральных темных пигментных лент на раковине — с таковыми (полосатый фенотип) или без них (бесполосый фенотип). Все улитки были подразделены на 3 группы в зависимости от величины большого диаметра раковины: улитки с БД до 14,3 мм отнесены в группу условно маленьких, с БД 14,4–16,0 мм — средних, и с БД более 16,1 мм — больших улиток.

Остальные улитки сходным образом подразделены на 6 размерно-фенетических групп. По 3 улитки (приблизительно одинаковых размеров) из каждой группы затем были посажены в 250-граммовые стеклянные прозрачные банки на $^1/_3$ заполненные смесью просеянного песка с грунтом и сверху закрыты мелкоячеистой сеткой. Улиток кормили смесью муки с порошкообразным мелом (в соотношении 9 : 1) один раз в день.

Ежедневно банки очищали от остатков пищи и экскрементов, а грунт тщательно просматривали на наличие кладок. При обнаружении ее аккуратно извлекали из грунта, отмывали, а затем подсчитывали общее число содержащихся в ней яиц; у 15 случайным образом отобранных яиц измеряли диаметр (с точностью до 0,01 мм) под бинокулярным микроскопом МБС-1. Впоследствии были рассчитаны (в мм^3) средний объем яйца (считая его форму сферической) для каждой кладки и объем кладки: $V_{clutch} = N \pi d^3 / 6$, где N — общее число яиц в кладке, d — средний диаметр яйца, мм.

С целью повышения уровня достоверности получаемых результатов для каждого размерно-фенетического режима было использовано по 5 банок. Таким образом, в эксперименте всего исследовано 90 улиток в 30 банках. Достоверность отклонения эмпирических данных по числу пар различных сочетаний как по размерам раковины, так и по типу ее окраски, от теоретических (при случайном выборе полового партнера — нуль-гипотеза) оценивали на основе критерия χ^2 Пирсона.

Влияние фенотипа раковины на величину кладки, размеры яиц и ее объем определяли методом рангового дисперсионного анализа Краскела–Уоллиса. Зависимость между средними размерами яиц, уровнем внутрикладковой изменчивости и величиной кладки устанавливали по уровню достоверности коэффициента ранговой корреляции Спирмена (Rs). Статистический анализ проведен с использованием пакета прикладных программ STATISTICA v. 5.0 (Боровиков, 1998) на основе стандартных методик (Лакин, 1980; Компьютерная..., 1990).

Результаты

Особенности скрещивания *X. derbentina*. Сравнение числа комбинаций различного типа окраски раковины среди копулирующих моллюсков *X. derbentina* с теоретически рассчитанными показывает, что улитки скрещиваются случайным образом (табл. 1; $\chi^2 = 2,04$; $df = 2$; $p > 0,05$). Однако в отношении размеров раковины имеет место положительная ассортативность (табл. 2; $\chi^2 = 13,67$; $df = 5$; $p < 0,05$). Особи *X. derbentina* изучаемой локальной популяции избирали полового партнера на основании размеров его раковины — мелкие особи чаще копулировали с мелкими, а крупные — с крупными; особи со средними размерами раковины в одинаковой мере копулировали как с мелкими, так и с крупными партнерами.

Особенности размножения *X. derbentina*. Эксперимент проводили 5–23.11.1998. Из 30 банок, улитки откладывали яйца в 19 (63,3%). Число кладок в одной банке варьировало от 1 до 3, в среднем — 2,11 ± 0,19. Количество отложенных за время эксперимента кладок не различалось для моллюсков *X. derbentina* различного типа окраски раковины ($\chi^2 = 2,00$; $df = 1$; $p > 0,05$) или размера ($\chi^2 = 0,99$; $df = 2$; $p > 0,05$).

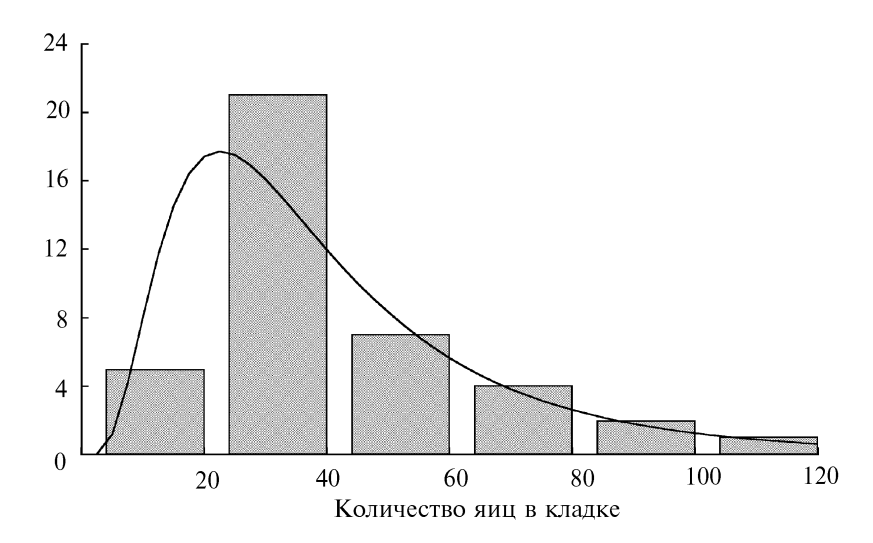


Рис. 1. Распределение наземных моллюсков *X. derbentina* из г. Николаева по величине кладки (приведена теоретическая кривая логнормального распределения; критерий Колмогорова–Смирнова d = = 0,078, p > 0,05).

Fig. 1. The distribution of the land snail *X. derbentina* from Nikolaev by clutch size (a log-normal curve distribution is drawn; Kolmogorov-Smirnov's d = 0,078; p > 0,05).

Всего было обнаружено 40 яйцекладок моллюсков *X. derbentina*. Число яиц в одной кладке изменялось от 6 до 111, в среднем — 41,1 ± 3,9. Величина кладки также не зависела ни от типа окраски раковины «материнской» особи (тест Краскела–Уоллиса: H = 0,90; df_1 = 1; df_2 = 40; p = 0,34), ни от размеров раковины (H = 0,33; df_1 = 2; df_2 = 40; p = 0,85).

Распределение по величине кладки для наземных моллюсков *X. derbentina* приведено на рисунке 1. Данный показатель лучше всего аппроксимируется логнормальным законом, как ранее было уже отмечено при исследовании плодовитости другого вида — *Eobania vermiculata* (Крамаренко, Попов, 1999).

Таблица 1. Анализ особенностей скрещивания моллюсков *X. derbentina* с разной окраской раковины

Table 1. The crossinr analysis of land snail *X. derbentina* with different mode of shell banding pattern

Фенотипы особей копулирующей пары	Эмпирические значения	Теоретические значения
Полосатый – полосатый	22	18,5
Полосатый – бесполосый	42	49,0
Бесполосый – бесполосый	36	32,5
Всего	100	100,0

Таблица 2. Анализ особенностей скрещивания моллюсков *X. derbentina* с разными размерами раковины

Table 2. The crossing analysis of land snail *X. derbentina* with different size of shell

Размеры особей копулирующей пары	Эмпирические значения	Теоретические значения
Маленькая – маленькая	5	2,0
Маленькая – средняя	17	18,6
Маленькая – большая	1	5,5
Средняя – средняя	46	43,4
Средняя – большая	23	26,8
Большая – большая	8	3,8
Всего	100	100,0

Средний диаметр яиц варьировал для различных кладок от 1,45 до 1,78 мм, а общее среднее для всех изученных кладок — 1,61 ± 0,02 мм (n = 32; не учтены кладки с числом яиц менее 10, поскольку яйца в них имели явно аномальные размеры и форму; они также исключены из дальнейшего анализа).

Коэффициент вариации по размерам яиц (уровень внутрикладковой изменчивости) для различных кладок составлял 2,3–9,8%, а объем кладки — 42,3–292,2 мм^3 (в обоих случаях: n = 32). Средний размер яиц в кладке, уровень внутрикладковой изменчивости, а также объем кладки не зависели от фенотипа и размеров раковины «материнской» особи, однако, наблюдалась тенденция к снижению объема кладки с повышением размеров раковины самки (H = 5,15; df_1 = 2; df_2 = 32; p = 0,07). Связь между величиной кладки со средними размерами яиц и уровнем внутрикладковой изменчивости (коэффициент ранговой корреляции Спирмена: p > 0,3 в обоих случаях) не выявлена.

Обсуждение

Несмотря на то, что размерно-ассортативное скрещивание является широко распространенным типом поведения в природных популяциях многих видов позвоночных и беспозвоночных животных, однако для наземных моллюсков ранее отмечали наличие случайного скрещивания в отношении размеров тела, цвета раковины и наличия на ней пигментных лент (Baur, 1992).

М. Ридли (Ridley, 1983) утверждал, что размерно-ассортативное скрещивание может иметь место у гермафродитных видов с реципрокным оплодотворением и размерно-зависимой плодовитостью. В то же время Г. Паркер (Parker, 1983) предложил модель для недискриминационного выбора полового партнера (случайное скрещивание). Такой выбор должен происходить при слабой изменчивости по качеству половых партнеров для обоих полов и/или когда «цена» поиска полового партнера является высокой (т. е. при низкой частоте встреч потенциальных половых партнеров из-за низкой плотности популяций или низкого уровня мобильности особей).

Поскольку мы не выявили наличия размерно-зависимой плодовитости среди особей изученной популяции *X. derbentina*, а плотность их популяций (следовательно, и частота встреч потенциального полового партнера) достаточно высока и достигает нескольких сотен особей на 1 м^2 (Popov, Dragomoschenko, 1998), при этом локомоторная активность ксеропикт оказывается достаточно высокой, так как они способны удаляться за сутки на расстояние до 3 м от исходной точки (Попов, Крамаренко, в печати), есть все основания предположить, что при формировании ассортативности в выборе полового партнера для данного вида ведущую роль играют причины иного характера. Одной из таких причин может быть положительная связь между размерами тела (раковины) и половых органов — особи, которые значительно различаются по размерам тела, не могут совместить свои репродуктивные органы. Наличие зависимости между размерами тела (раковины) и размерами различных отделов половой системы ранее уже было показано для нескольких видов наземных моллюсков (Матекин, 1959; Крамаренко, 1996). Для моллюсков *X. derbentina* из другой популяции нами также была обнаружена высоко достоверная корреляция между размерами различных отделов мужской части полового аппарата и размерами раковины. Тем не менее требуются дальнейшие исследования механизма выбора полового партнера у моллюсков *X. derbentina* с привлечением данных для различных популяций (из одного и того же или различных регионов), а равно и результатов многолетних исследований одной и той же модельной популяции.

В таблице 3 приведены данные о величине кладки, средних размерах яиц и рассчитанные на их основе показатели объема кладки. Последний параметр мо-

жет быть использован при вычислении «индекса репродуктивного усилия» (IEI — indirect index of effort; согласно Calow, 1978). Данный показатель предполагает, что энергетические затраты на производство одного яйца пропорциональны его объему, а затраты на продуцирование яиц для самки пропорциональны отношению общей массы отложенных яиц к массе адультной особи.

Рассчитанное значение индекса репродуктивного усилия для такого типично семелопарического вида, как *X. derbentina*, оказывается очень низким (0,16). К тому же, так как размеры николаевских и крымских моллюсков *X. derbentina* сильно не различаются, значения показателя репродуктивного усилия для последних оказываются более, чем в 3 раза выше. Примерно на таком же уровне находятся и значения показателя репродуктивного усилия для крымской популяции *X. krynicki* (0,46).

Таким образом, энергетические затраты на репродукцию для изученной на северной границе ареала (в субоптимальных условиях) популяции наземных моллюсков *X. derbentina* оказываются относительно низкими. По-видимому, связано это с тем, что улитки, обитающие в Северо-Западном Причерноморье, больше энергии расходуют на поддержание основного обмена. О наличии тенденции к снижению размера кладки (и повышению уровня ее вариабельности) в относительно непредсказуемых условиях среды свидетельствуют и теоретические исследования оптимального уровня репродукции (Gillespie, 1977; Parker, Begon, 1986).

Косвенным подтверждением перераспределения ресурсов между репродукцией и поддержанием собственной жизнеспособности для николаевских *X. derbentina* может также быть тенденция к снижению объема кладки у моллюсков более крупных размеров, что, по-видимому, связано с тем, что более крупные моллюски расходуют больше энергии (на единицу массы тела) на поддержание основного обмена, чем мелкие. Для крымской же популяции *X. derbentina,* напротив, имелась положительная высоко достоверная корреляция между размерами раковины самки, количеством отложенных ею яиц и объемом кладки (В. Н. Попов, личное сообщение).

Ранее уже было показано для близкого вида (*X. arenosa*), что климатические параметры (особенно режим влажности) могут оказывать существенное влияние на протекание процессов репродукции (Staikou, Lazaridou-Dimitriadou, 1991). При этом в популяции моллюсков, обитающих в более влажных условиях, достоверно снижается величина кладки (хотя при этом размеры яйца остаются сходными), плотность популяции оказывается почти на порядок ниже, а общие размеры раковины (в среднем) несколько возрастают, по сравнению с особями, обитающими в более засушливых условиях.

Таблица 3. Репродуктивные показатели моллюсков рода *Xeropicta*

Table 3. The land snail of genus *Xeropicta* reproductive characteristics

Вид (популяция)	Величина кладки		Диаметр яйца, мм	Объем кладки, мм^3	Литературный источник
	Lim	X ± SE			
X. arenosa (Греция)*	17—51	31,2 ± 4,6	1,28 ± 0,01	34,2	Staikou, Lazaridou-Dimitriadou, 1991
	—	64,0	1,22	60,8	
X. krynicki (Крым)	35—143	84,4 ± 8,8	1,64 ± 0,01	194,8	Popov, Dragomoschenko, 1997
X. derbentina (Крым)	39—128	87,2 ± 14,9	1,84 ± 0,02	284,3	Там же
X. derbentina (Николаев)	6—111	41,1 ± 3,9	1,61 ± 0,02	89,8	Данное исследование

* Данные для двух локальных популяций (г. Эдесса и г. Потидея соответственно).

Таким образом, мы можем сделать заключение, что для популяции *X. derbentina*, обитающей на северной границе видового ареала прослеживается явное изменение репродуктивной стратегии — снижение как величины кладки, так и размеров яиц. Однако для проведения более детального исследования данной проблемы необходимы данные по репродуктивным показателям для целой серии локальных популяций, расположенных в различных районах видового ареала (в Крыму и Северном Причерноморье). Кроме того, не менее интересной проблемой может быть сравнительное изучение особенностей репродукции у 2 видов ксеропикт (*X. derbentina* и *X. krynicki*), поскольку эти виды часто населяют сходные биотопы в различных регионах юга Украины.

Боровиков В. П. Популярное введение в программу Statistica. — М. : Компьютер Пресс, 1998. — 267 с.

Компьютерная биометрика / Под ред. В. Н. Носова. — М. : Изд-во МГУ, 1990. — 232 с.

Крамаренко С. С. Новые данные о межпопуляционной изменчивости половой системы наземных моллюсков Brephulopsis cylindrica (Gastropoda, Buliminidae) Крыма // Зоол. журн. — 1996. — **75**, № 2. — С. 1430–1433.

Крамаренко С. С., Попов В. Н. Особенности репродукции и роста наземного моллюска Eobania vermiculata (Müller, 1774) (Gastropoda: Pulmonata: Helicidae) в лабораторных условиях // Экология. — 1999. — № 3.

Крамаренко С. С., Сверлова Н. В. Наземной малакофауна (Gastropoda, Pulmonata) Николаевской области // Вестн. зоологии. — 2001. — **35**, № 2. — С. 75–78.

Лакин Г. Ф. Биометрия. — М. : Высш. шк., 1980. — 293 с.

Ли Ч. Введение в популяционную генетику. — М. : Мир, 1978. — 580 с.

Матекин П. В. Приспособительная изменчивость и процесс видообразования у среднеазиатских наземных моллюсков семейства Enidae // Зоол. журн. — 1959. — **33**, № 10. — С. 1518–1536.

Попов В. Н., Крамаренко С. С. Дисперсия наземных моллюсков рода Xeropicta Monterosato, 1892 (Gastropoda; Pulmonata; Hygromiidae) // Экосистемы дикой природы. Вып. 8 (в печати).

Шилейко А. А. Наземные моллюски семейства Helicoidea. — Л. : Наука, 1978. — 484 с. — (Фауна СССР. Моллюски; Т. 3, вып. 6, № 117).

Baur B. Random mating by size in the simultaneously hermaphroditic land snail Arianta arbustorum: experiments an an explanation // Anim. Behav. — 1992. — **43**. — P. 511–518.

Calow P. The evolution of life-cycle strategies in fresh-water gastropods // Malacologia. — 1978. — **17**, N 2. — P. 351–364.

Gillespie J. H. Natural selection for variances in offspring numbers: a new evolutionary principle // Amer. Natur. — 1977. — **111**. — P. 1010–1014.

Parker G. A. Mate quality and mating decisions // Mate Choice / Ed. P. Bateson. — Cambridge : Cambr. Univ. Press, 1983. — P. 141–164.

Parker G. A., Begon M. Optimal egg size and clutch size: effects of envirinment and maternal phenotype // Amer. Natur. — 1986. — **128**. — P. 573–592.

Popov V. N., Dragomoschenko L. A. Aspects of the life cycle of land snails of the genus Xeropicta Monterosato, 1892 in Crimea (Pulmonata: Hygromiidae) // Abst. 1st Inrern. Congr. on the Palearctic Molluscs, Munchen, 1997. — P. 114.

Popov V. N., Dragomoschenko L. A. Some aspects of population ecology of the land snail Xeropicta derbentina (Krynicki, 1836) in Crimea // Проблемы формирования экологического мировоззрения : Тр. Междунар. науч. конф. — Симферополь, 1998. — С. 161–162.

Ridley M. The explanation of organic diversity. — Oxford : Clarendon Press, 1983.

Staikou A., Lazaridou-Dimitriadou M. The life cycle, population dynamics, growth and secondary production of the snail Xeropicta arenosa Ziegler (Gastropoda: Pulmonata) in northern Greece // Zool. J. Linn. Soc. — 1991. — **101**. — P. 179–188.